Rev. Ecol. Biol. Sol, 1967, T. IV, 3, p. 497-505.

Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik 1926, Collembole fossile du Dévonien

PAR

Zaher MASSOUD

Sommaire

Introduction

Que les Collemboles soient ou non de vrais Insectes, l'appartenance de *Rhyniella praecursor* à ce groupe est d'une importance toute particulière en raison de sa grande ancienneté. C'est pourquoi nous avons cru utile de faire cette étude.

Malheureusement les empreintes de cette espèce, récoltées et identifiées jusqu'à présent, sont trop fragmentaires et incomplètes pour permettre de résoudre l'ensemble des problèmes posés par *Rhyniella praecursor,* tant sur le plan de la morphologie que sur le plan évolutif.

L'étude d'un groupe de Collemboles Poduromorphes, a suscité mon intérêt pour *Rhyniella praecursor.*

Lors de deux séjours à Londres, j'ai pu examiner et réétudier l'ensemble du matériel connu de l'espèce grâce à l'amabilité des Docteurs Theresa CLAY

du Service d'Entomologie et H. W. BALL du Service de Paléontologie du British Museum et de M. P. N. LAWRENCE que je tiens à remercier ici.

Ces examens m'ont permis de rétablir la morphologie correcte de la tête et du thorax, seules parties connues de *Rhyniella praecursor*. A la faveur de ces observations et des corrections apportées, j'ai pu envisager de nouvelles interprétations sur les rapports de *Rhyniella* avec les Collemboles actuels.

Historique

En 1926 dans un article paru dans *The Geological Magazine* sous le titre « On some Arthropod Remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone) », HIRST et MAULIK ont décrit le nouveau genre *Rhyniella* pour l'espèce nouvelle *Rhyniella praecursor*.

Cette espèce a été trouvée parmi les inflorescences silicifiées de Cordaitinales, à Rhynie Chert dans les couches du vieux grès rouge d'Ecosse, c'est-à-dire du Dévonien moyen.

La description de HIRST et MAULIK est faite d'après 4 exemplaires, tous représentés uniquement par des capsules céphaliques (préparations numérotées de 1 à 4 par SCOURFIELD correspondant aux dessins A, B, E et F de HIRST et MAULIK).

La description est extrêmement succincte : tête triangulaire, antenne avec 4 articles, mandibule très chitinisée et la mensuration de chaque spécimen. Néanmoins les figures sont relativement complètes. *Rhyniella praecursor* fut placé dans la classe des Insectes (1).

En 1928, après avoir examiné les exemplaires de HIRST et MAULIK, TILLYARD apporte les précisions suivantes :

Il reproduit la figure A de HIRST et MAULIK et remarque que la mandibule possède deux parties : incisive et molaire, cette dernière sans dent, et que la forme allongée de cet organe est absolument du type Collembole. Sur cette préparation il trouve également 4 petites taches circulaires sur le bord antérieur gauche de la capsule céphalique qu'il croit pouvoir définir comme des alvéoles de poils sensoriels ou des vestiges de tubercules. Il décèle en outre sur le côté interne de la mandibule gauche un organe triangulaire qu'il croit être le pedicelle de l'hypopharynx.

En ce qui concerne l'appendice à 4 segments (visible du côté droit de la capsule céphalique la mieux conservée correspondant à la figure F de HIRST et MAULIK) nommé par ces derniers tantôt palpe et tantôt antenne, TILLYARD démontre qu'il s'agit en réalité d'une antenne à 4 articles dont les deux derniers sont mal séparés. Avec CARPENTER consulté par lettre, TILLYARD rapproche *Rhyniella* des Collemboles Podurides. A la fin de son article, il donne la diagnose du genre *Rhyniella* qu'il caractérise essentiellement par la mandibule et les antennes.

(1) Dans ce même travail, HIRST et MAULIK décrivent un fragment de mandibule pour laquelle TILLYARD créa plus tard le genre *Rhyniognatha* et qui serait un Blattopteroïde.

En janvier 1940 à l'aide des 4 préparations de HIRST et MAULIK et de 7 empreintes nouvelles, SCOURFIELD donna une description assez détaillée de *Rhyniella praecursor*. Malheureusement ces préparations nouvelles (du n° 5 au n° 11 correspondant aux figures 5 à 11 de SCOURFIELD) ne comportent, comme les préparations anciennes, que la partie antérieure de l'animal.

En général ces préparations n'apportent guère plus de renseignements que celles de HIRST et MAULIK. Seul le n° 5 est pourvu d'une tête, de trois segments postcéphaliques et de trois paires de pattes. SCOURFIELD interprète les trois segments comme étant le mésothorax, le métathorax et le premier segment de l'abdomen ; sur ce dernier segment, il voit même un tube ventral. Cette interprétation l'incite à modifier la position systématique que TILLYARD avait accordée à *Rhyniella*.

SCOURFIELD précise, en effet, que l'antenne de *Rhyniella praecursor* est du type Poduride, mais l'absence du tergite prothoracique rapproche cette espèce des *Entomobryidae* ; il pense donc donner à *Rhynella praecursor* une position intermédiaire entre les Poduromorphes et les Entomobryomorphes au sein des Collemboles Arthropléones. Il va même jusqu'à comparer *Rhyniella* avec *Protentomobrya walkeri* Folsom 1937, Collembole fossile du Crétacé du Canada placé par FOLSOM dans la nouvelle famille des *Protentomobryidae*.

En mai 1940, SCOURFIELD publie une deuxième note sur *Rhyniella* mais ce travail n'est que la répétition du précédent et n'apporte rien de nouveau.

Depuis SCOURFIELD, de nombreux auteurs ont accepté cette position intermédiaire de *Rhyniella*.

Nous allons voir que l'hypothèse de SCOURFIELD est fondée sur une erreur d'interprétation et qu'en réalité *Rhyniella* n'occupe nullement la place qu'il lui assignait.

Analyse des descriptions antérieures et compléments de renseignements

Nous n'avons pas l'intention de redécrire l'ensemble des préparations de *Rhyniella*. Nous analyserons cependant certains détails et nous donnerons des renseignements que nous avons trouvé et qui ne figuraient pas dans les travaux antérieurs. Nous essaierons d'apporter des rectificatifs là où nous pensons que les constatations de SCOURFIELD sont erronées.

— Préparation n° 1 (correspondant à la figure A de HIRST et MAULIK, à la figure 1 de TILLYARD, à la figure 1 de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 27765).

C'est une préparation de la capsule céphalique en vue dorsale donnant les meilleures orientations de la mandibule. La mandibule droite est de profil alors que celle de gauche est probablement de face. La figure A que nous avons faite, montre que nous avons adopté presque entièrement le schéma de HIRST et MAULIK et que par conséquent le présumé hypopharynx trouvé par TILLYARD et SCOURFIELD est, à notre sens, partie intégrante de la mandibule. D'autres préparations et en particulier les n°s 2 et 10 montrent la symétrie parfaite des deux mandibules ; en comparant les mandibules gauche et droite de la préparation I on s'aperçoit que la longueur et la forme de la mandibule gauche ne deviennent identiques à celles de la mandibule droite que si on considère le prétendu hypopharynx comme la partie basale de la mandibule gauche.

Les 4 petits cercles vus et dessinés par TILLYARD dans la partie antérieure gauche de la tête sont, à notre avis, des artéfacts.

— Préparation n° 2 (correspondant à la figure B de HIRST et MAULIK, à la figure 2 de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38225 a).

Nous n'avons rien observé de différent par rapport aux figures données par HIRST et MAULIK et par SCOURFIELD. Notons toutefois que cette préparation montre bien la symétrie parfaite des deux mandibules d'un même individu.

— Préparation n° 4 (correspondant à la figure F de HIRST et MAULIK, à la figure 2 de TILLYARD, à la figure 4 de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38227).

Cette préparation représentant uniquement une capsule céphalique, nous révèle une antenne parfaitement bien conservée. C'est d'ailleurs sur cette antenne que TILLYARD a basé sa description. Elle est, comme nous l'avons vu, constituée de 4 articles dont les proportions sont de Ant. I : Ant. II : Ant. III : Ant. IV = I : 1,5 : 2,1 : 2. Le deuxième article de l'antenne est plus long que le premier et les deux derniers articles ont sensiblement la même longueur. La séparation entre les trois premiers articles est nette ; elle est confuse entre le troisième et le quatrième ; celui-ci présente un apex ovale (Fig. B).

En ce qui concerne les pièces buccales, nous apportons deux précisions. Sur le côté gauche il existe un élément styliforme qui peut être la maxille. La partie basale de la mandibule montre la même structure que ce que nous avons représenté sur la figure A.

— Préparation n° 5 (correspondant à la figure 5 de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38228).

C'est de loin la préparation la plus importante, étant donné que l'on voit les segments postcéphaliques. Le dessin de SCOURFIELD est exact en ce qui concerne la capsule céphalique ; on ne distingue aucune trace de pièces buccales.

Nous ne partageons pas l'opinion de SCOURFIELD sur la morphologie des segments postcéphaliques et sur l'interprétation qu'il en a tirée. Cet auteur a figuré trois paires de pattes dont la première est à cheval sous la tête et sous ce qu'il appelle segment thoracique 2, la deuxième paire presqu'entièrement sous le segment qu'il a nommé thoracique 3 et la troisième paire à cheval sous ce qu'il désigne thoracique 3 et abdominal I. Le premier segment est donc appelé mésothorax, le deuxième métathorax et le troisième, abdominal 1. Sur ce dernier segment il dessine un tube ventral. D'après SCOURFIELD donc le prothorax n'est pas individualisé. Or, comme l'indique la figure c, la première paire de pattes est entièrement insérée sous le premier segment, la deuxième paire sous le deuxième segment et la troisième paire à cheval entre le deuxième et le troisième segment. D'autre part ce que SCOURFIELD a considéré comme tube ventral est incontestablement la base de la troisième paire de pattes. Par conséquent chaque paire de pattes se situe sur un segment bien individualisé et le troisième segment n'est pas le premier abdominal. Il est donc facile de déduire que le segment que SCOURFIELD considérait comme mésothorax est en réalité le prothorax, son métathorax devient le mésothorax et le premier segment abdominal devient le métathorax.

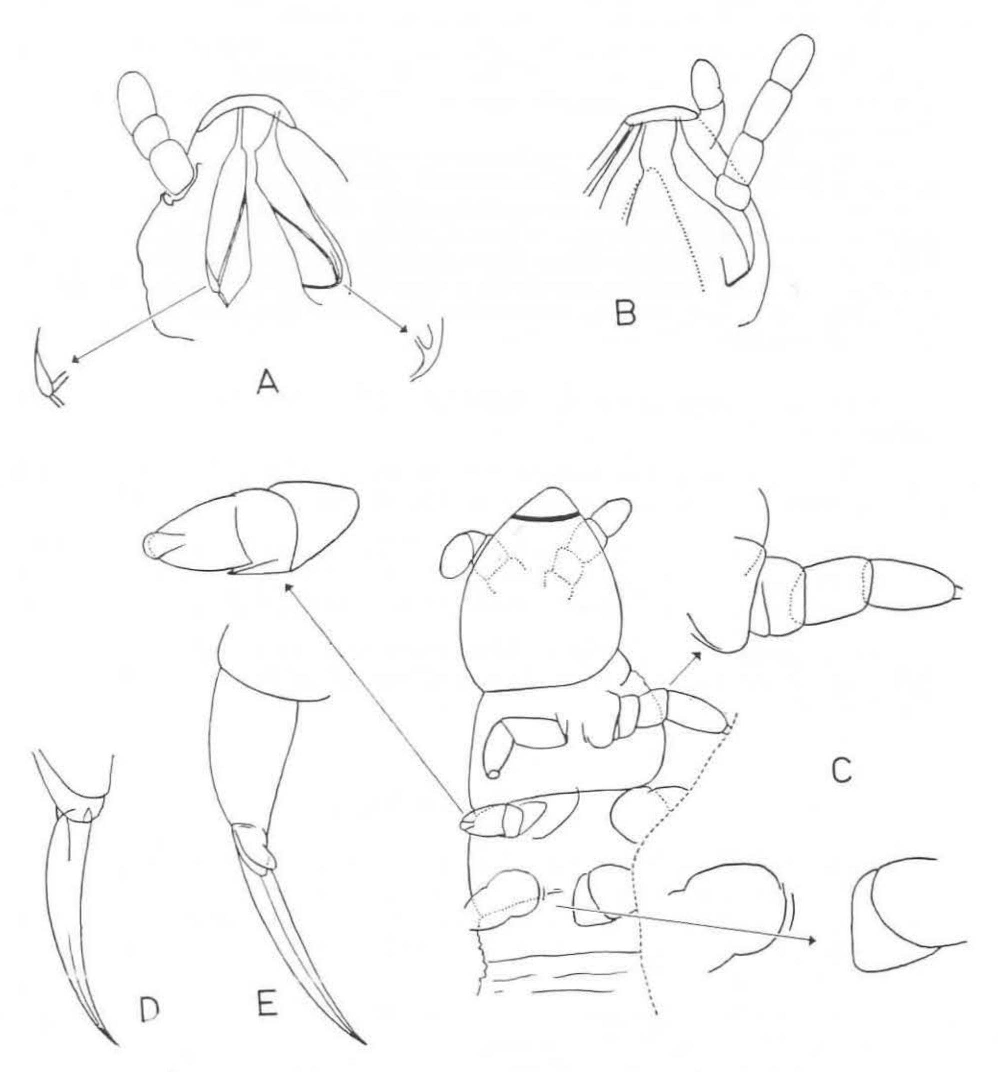
Dans cette préparation, la partie indiquée en pointillé sur la figure de SCOURFIELD et que nous avons reproduite fait défaut, mais cela ne change en rien la position des pattes.

— Préparation n° 6 (correspondant à la figure 6 de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38229).

La tête est de profil ; on voit très nettement la forme de la mandibule et surtout son apex très allongé. Nous précisons deux renseignements nouveaux : En bas de la mandibule on observe un élément styliforme, du même type que celui

que nous avons remarqué sur la figure B. A notre avis il s'agit d'une maxille. Les soies dessinées par SCOURFIELD sur le labre n'existent pas.

— Préparation n° 7 (correspondant aux figures 7 a et 7 b de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38230). SCOURFIELD donne de cette préparation



Rhyniella praecursor Hirst et Maulik, 1926 (explication dans le texte).

une figure qui nous laisse sceptique. L'animal est tellement détérioré qu'il est impossible de préciser l'appartenance des pattes aux segments. La tête et le côté dorsal sont relativement bien conservés mais ils ne nous apportent pas de renseignements nouveaux.

— Préparation n° 8 (correspondant aux figures 8 a, 8 b et 8 c de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38231). Je n'ai rien à ajouter à la figure de SCOURFIELD ; je note néanmoins que l'apex de la maxille et de la mandibule se prolongent encore plus en avant.

— Préparation n° 9 (correspondant aux figures 9 a et 9 b de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38232). Cette préparation, bien qu'en mauvais état, permet d'étudier les griffes. Une griffe de la patte antérieure droite et une de la patte postérieure gauche sont très bien conservées. Les figures D et E montrent ces deux griffes. On remarque qu'elles sont élancées, fines, avec des lamelles simples. L'empodium est dépourvu d'appendice.

— Les préparations 10 (correspondant à la figure 10 de SCOURFIELD enregistrée au British Museum sous le n° 38225 b) et 11 (correspondant à la figure II de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum sous le n° 38233) sont conformes à la description de SCOURFIELD.

— Je n'ai pas mentionné la préparation n° 3 (correspondant à la figure E de HIRST et MAULIK, à la figure 3 de SCOURFIELD, enregistrée au British Museum, sous le n° 38226) car elle présente des particularités qui m'ont incitées à la traiter à part. Sur cette préparation les antennes et les mandibules sont différentes de celles des autres individus. Nous pouvons émettre deux hypothèses : ou bien il s'agit ici d'une espèce différente de *R. praecursor* ou alors l'animal est détérioré et les organes sont repliés sur eux-mêmes. Cette deuxième éventualité nous paraît plus vraisemblable.

A la fin de cette revue des différents spécimens j'ajoute les remarques suivantes :

1) Les têtes trouvées jusqu'à présent mesurent environ 300 μ et le rapport antenne/tête est légèrement supérieur à l'unité.

2) Sur toutes les préparations où la partie antérieure de la tête est conservée, on observe une formation fortement chitineuse. SCOURFIELD pense qu'il pourrait s'agir du clypeus. Nous pensons qu'il s'agit du Torma du labre.

3) Le nombre d'yeux est variable selon les préparations ; nous pensons que cela est dû aux difficultés d'observation. En général nous avons compté 3 + 3 yeux.

Interprétation

Nous avons vu que HIRST et MAULIK ont placé *Rhyniella praecursor* parmi les Insectes et que TILLYARD l'a classé dans les Collemboles. Depuis, les spécialistes de Collemboles qui se sont penchés sur la question et ceux qui se sont intéressés à l'origine des Insectes ont unanimement accepté ce classement.

A la suite de ce que nous venons de voir, pouvons-nous admettre catégoriquement *Rhyniella* parmi les Collemboles ?

A l'époque où TILLYARD a classé *Rhyniella praecursor* dans les Collemboles, on ne connaissait, comme nous l'avons dit, que les exemplaires de HIRST et MAULIK. Il est indiscutable que les 4 capsules céphaliques ressemblent en bien des points à celles des Collemboles. Le matériel plus abondant étudié par SCOURFIELD confirme cette appartenance. Les Collemboles du Dévonien ont des segments thoraciques et des griffes qui sont presque identiques à ceux des Collemboles actuels. Nous avons vu que le présumé tube ventral décrit par SCOURFIELD correspond à une erreur d'interprétation et qu'en réalité nous ne connaissons rien sur l'abdomen de *Rhyniella*.

La question de la position de *Rhyniella* dans les Collemboles n'a pas été élucidée jusqu'à ce jour.

TILLYARD attribuait cette espèce aux Podurides alors que SCOURFIELD et la plupart des auteurs qui l'ont suivi la plaçaient dans une position intermémiaire entre *Poduridae* (*Poduromorpha* de Boerner, Collemboles au tergite prothoracique bien individualisé et en général aux antennes courtes) et *Entomobryidae* (*Entomobryomorpha* de Boerner, Collemboles à prothorax dissimulé sous le mésothorax et aux antennes en général longues).

L'argument de TILLYARD en faveur de la position de *Rhyniella* dans les Poduromorphes est surtout la faible longueur des antennes. SCOURFIELD tout en admettant ce critère, remarque que le prothorax de *R. praecursor* étant du type entomobryien, c'est-à-dire non individualisé, cette espèce doit être considérée comme intermédiaire entre ces deux groupes.

Nous avons bien insisté sur le fait que *R. praecursor* possède un prothorax nettement visible ; de ce fait l'argumentation de SCOURFIELD ne peut plus être prise en considération. Nous rejoignons donc l'idée de TILLYARD en plaçant l'espèce dévonienne parmi les Poduromorphes.

Dans un travail récent, nous avons discuté de la classification des Poduromorphes et nous avons isolé au sein de la famille des *Neanuridae,* toutes les espèces qui possédaient une mandibule sans plaque mollaire et une maxille modifiée.

Rhyiniella praecursor, comme le montrent nos figures, possède une mandibule robuste du type broyeur, mais cet organe est dépourvu de plaque molaire caractéristique des broyeurs en forme de râpe pourvue de très nombreuses dents. Si ce caractère existait chez *Rhyniella,* il est incontestable qu'il serait présent sur les empreintes, étant donné que la mandibule est beaucoup moins fragile que d'autres organes relativement bien conservés comme l'antenne ou les yeux. *Rhyniella* possède donc une mandibule avec une partie molaire rudimentaire et sans dent et une partie incisive allongée. D'autre part la maxille chez cette espèce est modifiée en stylet rappelant la maxille de nombreux représentants des *Neanuridae* actuels.

Par ailleurs d'autres caractères, par exemple la structure de la griffe, l'absence d'empodium, militent en faveur de cette hypothèse.

Il est donc normal, à notre avis de placer *Rhyniella* dans la famille des *Neanuridae* ou au voisinage de cette famille. Cette idée rejoint celle de DELAMARE DEBOUTTEVILLE qui en 1956 lors du Congrès d'Entomologie de Montréal a affirmé, dans une discussion après l'exposé de HANDSCHIN sur la position systématique des Collemboles que *Rhyniella* est un *Pseudachorutini* c'est-à-dire ce que nous appelons maintenant *Neanuridae.*

Conclusion

La découverte du Collembole fossile, *Rhyniella praecursor* des couches dévoniennes permet d'affirmer la grande ancienneté de ce groupe. L'attribution de cette espèce à la famille des *Neanuridae* démontre que déjà au Dévonien moyen les Collemboles étaient très spécialisés, étant donné que les *Neanuridae,* bien que placés à la base de l'échelle des Collemboles, consti-

tuent un ensemble spécialisé par bien des caractères et en particulier par les pièces buccales.

Il en résulte que le groupe est beaucoup plus ancien que l'époque où vivait *Rhyniella* c'est-à-dire le Dévonien moyen. Depuis, les Collemboles ont très peu évolué.

Summary

The author gives some new informations about the morphology of *Rhyniella praecursor* Hirst and Maulik 1926, a fossil Collembola from the Middle Devonian. The demonstrates that this species bas a well defined prothorax and consequently he puts it, as Tillyard in 1928, among the *Collembola Poduromorpha*.

The composition of the oral appendage: the mandibule with a rudimentory molar plate and the stylet-like maxile, allows the author to place *Rhyniella* among the genera of a highly specialised group of actual Collembola: The *Neanuridae*.

Zusammenfassung

Der Autor teilt neue Einzelheiten zur Morphologie von *Rhyniella praecursor* Hirst und Maulik 1926 mit, einer fossilen Collembolenart des Mittleren Devon. Er zeigt, dass diese Art einen ausgeprägten Prothorax besitzt und stellt sie demnach wie Tillyard 1928 zu den *Collembola Poduromorpha*. Der Aufbau der Mundwerkzeuge, die aus einer Mandibel mit rudimentärer Molarplatte und einer griffelförmigen Maxille bestehen, ermöglicht es dem Verfasser, *Rhyniella* in eine hochspezialisierte Grupp der heute lebenden Collembolen einzuordnen, in die Gruppe der *Neanuridae*.

Bibliographie

Delamare Deboutteville (Cl.), 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et Milieu*, Sup. N° 1, 360 pp.

Delamare Deboutteville in Handschin, 1958.

Folsom (J. W.), 1937. — Insecta. Order Collembola. Insects and Arachnids from Canadian amber. *Univ. Toronto, Stud.*, Géol. Ser., **40**: 14-17.

Handschin (E.), 1955. — Considérations sur la position systématique des Collemboles. *Mém. Soc. Roy. Belgique*, **27**: 40-53.

Handschin (E.), 1958 (1956). — Die systematik Stellung der Collembolen. *Proc. Int. Cong. Ent.*, **1**: 508, Discussion.

Hirst (S.) and Maulik (S.), 1926. — On some Arthropod Remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geol. Mag.*, **63**, N° 740: 69-71.

Jeannel (R.), 1942. — La genèse des faunes terrestres. Eléments de Biogéographie. Presses Universitaires de France, 513 pp.

Jeannel (R.), 1946. — Introduction à l'Entomologie. Nouvel Atlas d'entomologie. Fasc. III. Paléontologie. Peuplement de la terre. Ed. N. Boubée & Cie, 101 pp.

JEANNEL (R.), 1949. — Les Insectes. Classification et phylogénie. Les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie. *In* P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, **IX**: 1-110.

MASSOUD (Z.), 1967. — Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. *In* Biologie de l'Amérique Australe, **III**: 1-399.

PACLT (J.), 1956. — Biologie der Primär flügellosen Insekten. Iena, 258 pp.

SCOURFIELD (D. J.), 1940 a. — The oldest Known fossil Insect (*Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik). Further details from additional specimens. *Proc. Linn. Soc. London*, **152**: 319-329.

SCOURFIELD (D. J.), 1940 b. — The oldest Known fossil Insect. *Nature*, N° 3682, 799-801.

TILLYARD (R. T.), 1928. — Some remarks on the Devonien fossil Insect from the Rhynie Chert Beds, Old Red Sandstone. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **76**: 65-71.